Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Vìsnik Dnìpropetrovs'kogo unìversitetu. Serìâ Bìologìâ, ekologìâ
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Vìsn. Dnìpropetr. Unìv. Ser. Bìol. Ekol. 2016. 24(2), 283–289.

doi:10.15421/011636

ISSN 2310-0842 print
ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 598.288.7:591.55

Агресивна поведінка *Erithacus rubecula* (Passeriformes, Muscicapidae) на місцях водопою в лісостеповій зоні України

А.О. Маркова

Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна

Наведено дані стосовно прояву агресії вільшанки (*Erithacus rubecula* L.) на місцях водопою у гніздовий період у Канівському природному заповіднику та державному дендрологічному парку «Олександрія» НАН України. У Канівському природному заповіднику виявлено зв'язок агресії вільшанки із поведінковими актами на водопої та розмірними показниками сусідніх видів, що не відмічено для території дендропарку «Олександрія». Встановлено співвідношення міжвидових і внутрішньовидових контактів вільшанки. Внутрішньовидова агресія більше виражена в умовах дендропарку, а міжвидова – на території природного заповідника. Загалом виявлено 12 видів птахів, на які вільшанка агресивно реагує, та з'ясовано рейтинг успішності нападу та захисту на території від них. Найчастіше агресія направлена на особин, що вже перебувають на водопої, ніж до птахів, що прилітають після вільшанки. Вільшанка завжди поступається територією перед малою мухоловкою та чорним дроздом, але успішно захищає та нападає на берестянку звичайну та вівчарика-ковалика. Встановлено критичну відстань прояву агресії у внутрішньовидових конфліктах на рівні 40–50 см. У міжвидових конфліктах критична відстань варіює у межах від 5 см до 2 м. Це дослідження підкреслює значення довгострокових досліджень і багатофакторних підходів до розуміння складності домінування відносин для птахів.

Ключові слова: міжвидова агресія; птахи; *Erithacus rubecula*; водопій

Aggressive behaviour of Robins *Erithacus rubecula* (Passeriformes, Muscicapidae) at watering places in the forest steppe zone of Ukraine

A.O. Markova

Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine

The purpose of this research was to study interspecific and intra-specific aggressive reactions of Robins (*Erithacus rubecula* L.) at watering places in natural and anthropogenically pressured areas. The study took place in Kaniv Nature Reserve, Cherkassy region, in May-June 2010, 2012 and 2014 and the state dendrology park "Oleksandriya" of the National Academy of Science in Bila Tserkva. The observation of the birds' behavior was performed using the ethological methods of "total observation" and "continuous logging". In order to calculate the critical distance at which a bird shows aggression, the watering areas studied were divided into 1 x 1 m squares. It was found that aggressive intersspecific actions of Robins were more frequent in the natural habitat of Kaniv Reserve while intraspecific aggression was more frequent in the dendrology park. It was noticed that Robins responded aggressively to 12 species of birds in the Kaniv Natur Reserve site. Those species were: Song Thrush (*Turdus philomelos*), Blackbird (*T. merula*), Great Tit (*Parus major*), BlueTit (*P. caeruleus*), Marsh Tit (*P. palustris*), Chaffinch (*Fringilla coelebs*), Hawfinch (*Coccothraustes coccothraustes*), Icterine Warbler (*Hippolais icterina*), Wood Warbler (*Phylloscopus sibilatrix*), Blackcap (*Sylvia atricapilla*), Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*) and Spotted Flycatcher (*Muscicapa striata*). Most often, aggression was directed to individuals that were already at a watering place rather than birds which arrived after the Robins. Besides, Robins frequently initiate aggressive relations. An inverse correlation of aggressive acts and the size parameters of the species, which were objects of Robins' aggression, was observed. A success rating of Robins' defence and attack in aggressive relations in Kaniv Nature Reserve was established: Robins were always successful in protecting its territory or attacking an Icterine Warbler and Chiffchaff, and always fails in defending agianst or attacking a Blackbird. The rating in contact with Spotted Flycatcher was zero. The critical distance of aggressive behaviour in intraspecific contacts at watering places was 40–50 cm, while for interspecific contacts it

Київський національний університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64/13, Київ, 01601, Україна
National Taras Shevchenko University of Kyiv, Volodymirs'ka Str., 64/13, Kyiv, 01601, Ukraine
Tel.: +38-067-377-93-20. E-mail: anna-markovka@i.ua

varied from 5 cm to 2 m. Our research emphasizes the importance of long-term research and multivariate approaches for understanding the complexity of dominance relations in birds.

Keywords: interspecific aggression; birds; *Erithacus rubecula*; watering place

Вступ

Нині у світі широко вивчають питання причин і наслідків агресії серед тварин. Велику увагу приділено дослідженню відмінностей поведінки на різних територіях, її значення для біології, екології та соціальних відносин близьких і конкурентних видів. За останні десятиліття накопичено значну кількість нових даних стосовно агресивної поведінки різних груп тварин (Tanner and Adler, 2009; Reichert and Gerhardt, 2014), у тому числі й птахів, наприклад: зяблик (*Fringilla coelebs*) (Foltz et al., 2015), мухоловка-білошийка (*Ficedula albicollis*) (Forsman et al., 2007), синиця велика (*Parus major*) (Forsman et al., 2007; Grabowska-Zhang and Wilkin, 2011), мексиканська чечевиця (*Haemorhous mexicanus*) (Hasegawa, 2014), співоча зонотрихія (Foltz, 2015) та інші. Зазвичай подібні дослідження поведінки птахів базуються на вивченні різноманіття акустичних сигналів, що провокуються візуальними або акустичними факторами, а також успішністю того чи іншого поведінкового акту. Найчастіше такий поведінковий акт – кормодобування або перебування на гніздовій території.

Вивчення агресії серед тварин має велике значення у внутрішньовидовій конкуренції (Arnott and Elwood, 2009), але її роль і наслідки в міжвидовій конкуренції чи інших відносинах близьких видів – новий і поки що мало вивчений аспект (Tanner and Adler, 2009; Lehtonen et al., 2010). Міжвидові відносини асиметричні, вони тісно пов'язані із внутрішньовидовою агресією існуючих разом видів: один вид частіше ініціює контакти з іншими. Приклад такої асиметрії – домінування в агресивному контакті (Ivanitskiy, 1982). Подібні дослідження проводили на прикладі деяких територіальних птахів ряду Passeriformes (Panov and Ivanitskiy, 1975, 1979; Ryabitsev, 1977), де встановлено, що кількість міжвидових контактів значно більша за внутрішньовидові (Ivannitskiy, 1980).

Міжвидова агресія має важливі наслідки для екологічних процесів та дає відповіді на причини зміни еволюційних стратегій поведінки. У лісових угрупованнях міжвидова конкуренція – важливий фактор, що регулює перекриття ніш у використанні ресурсів близькими видами та відносну щільність популяцій птахів (Umapathy and Kumar, 2000; Peiman and Robinson, 2010). У природі у міжвидовій конкуренції бере участь велика кількість різних видів, що безумовно підвищує рівень конкуренції особин та їх агресивну поведінку як один із методів конкурентної боротьби (Mikami and Kawata, 2004). У даному разі агресія носить назву «неспецифічної» (Peiman and Robinson, 2007). Неспецифічна агресія поширена серед тварин, але досі їй приділяється менше уваги, ніж іншим формам міжвидової та внутрішньовидової конкуренції, а її механізми та наслідки залишаються не зрозумілими (Grether et al., 2009, 2013; Peiman and Robinson, 2010).

Вільшанка поширена у більшій частині Європи та в західній частині Сибіру, на схід – приблизно до долини Єнісею. Крім того, її ареал проходить через Малу Азію, Кавказ, Північний Іран, а також Північно-Західну Африку. Населяє лісову зону: листяні, хвойні та мішані ліси. Для території України – гніздовий, перелітний птах лісової та лісостепової смуг, а також значної частини степової смуги. Мігрує на всій території. Оселяється у вологих, зарослих чагарником місцях, по лісових ярах, поблизу лісових боліт і озер, у парках, садах тощо. Вільшанка довірлива до людини та допитлива, проте не терпить своїх родичів і яро захищає свою територію. Крім того, вільшанка – надзвичайно корисний птах лісів, садів і парків, оскільки поїдає велику кількість шкідників-листоїдів. Вид занесено до Бернської конвенції (додаток 2), Боннської конвенції (додаток 2) та до переліку видів, що перебувають під опікою Європейської спілки з охорони навколишнього середовища (Kotenko, 2011).

Саме тому мета цієї статті – з'ясувати міжвидові (далі МВ) та внутрішньовидові (далі ВВ) реакції агресії вільшанки за результатами безпосередньої взаємодії особин у природних умовах, та, для порівняння, на антропогенно навантаженій території. Основне завдання – встановити наявність зв'язку агресії з фізіологічними потребами, що визначали за результатом актів на водопої, чисельністю інших видів та їх агресивністю як безпосереднім фактором агресії вільшанки.

Матеріал і методи досліджень

Спостереження проводили у Канівському природному заповіднику (далі КПЗ) Черкаської області у травні–червні 2010, 2012 та 2014 років на місці водопою в яру Мокрий на території садиби. Місце обрано з урахуванням відсутності інших джерел водопою. Територія дослідження має природоохоронний статус і характеризується низьким антропогенним тиском. Загальна тривалість спостережень у КПЗ – 324 години. За період дослідження зафіксовано близько 1 843 міжвидових і внутрішньовидових контактів, проаналізовано 1 128 появ вільшанки на місці водопою. Інше місце, де проводили спостереження у червні 2012 та 2015 року, – державний дендрологічний парк «Олександрія» НАН України у м. Біла Церква. Місце обране з урахуванням наявності лісу, водопою і тому, що тут буває мало людей. Загальна тривалість спостережень становила 144 години. За цей період зафіксовано близько 813 МВ і ВВ контактів та 1 107 появ вільшанки на водопої.

Спостереження проводили з 5:00 до 21:00 (тут і далі години наведено з урахуванням поправки на літній час). Для вивчення міжвидової поведінки застосовували загальноприйняті етологічні методи «тотального спостереження» та «суцільного протоколювання» (Popov and Ilchenko, 2008). Вивчаючи динаміку активності на водопої, згідно із загальноприйнятими етологічними методиками (Amanova, 1982) виділили можливі варіанти поведінкових актів птахів на водопої: пиття води, пошук і споживання кормових об'єктів, купання та догляд за оперенням. Для визначення видів використовували польовий визначник «Птахи фауни України» (Fesenko and Bokotey,

2002). За прояв агресивної поведінки прийнято вважати акт, коли два птахи скорочували дистанцію, що їх розділяла, явно змінюючи свою поведінку порівняно з попереднім проміжком часу, демонстрацію готовності до нападу та безпосередньо сутички (Panov, 1983).

Серед даних, пов'язаних із реакцією агресії, фіксували: котрий із видів (особин) прилетів першим, а хто другим на місце дослідження; котрий з видів (особин) виявив ініціативу до прояву агресії; відстань, на якій «агресор» почав виявляти реакцію агресії; котрий із видів (особин) переміг, тобто залишився на місці спостереження. На основі таких даних підраховували випадки, коли птах перемагає у боротьбі за ресурс, прибувши на місце першим, та випадки, коли птах перемагає у боротьбі за ресурс, прибувши другим. Отримано розподіл рейтингу успішності виду в міжвидових агресивних контактах. Для розрахунку критичної відстані (дистанції, на якій птах проявляє агресію (Shefer, 2004), територію водопою поділили на квадрати 1 х 1 м, кожен квадрат позначили дерев'яною паличкою на відстані 1 м одна від одної уздовж напрямку руху води з джерела. До аналізу прийнято дані, зібрані з урахуванням однакових погодних умов. Статистичну обробку матеріалу проведено з використанням пакета програм Statistica 7.0. Застосовували методи перевірки на нормальність розподілу даних та відповідні методи кореляційного аналізу, на діаграмах наведено середні дані та середньоквадратичне відхилення (SD).

Результати та їх обговорення

Динаміка зайнятості вільшанки на водопої. Серед поведінкових актів вільшанки на водопої КПЗ у гніздовий період основний – купання (рис. 1). Зафіксовано ранковий пік зайнятості птахів купанням (о 8:00), два денні піки (о 12:00 та 14:00) та вечірній (о 20:00). Максимум значення водопою для виду як джерела води для пиття припадає на 8:00 (ранковий пік), денний пік – о 14:00 та два вечірні піки – о 18: 00 та 20:00. Пошук кормових об'єктів спостерігали о 5:00 та 7:00, у денні години – 14:00, у вечірні години – 18:00 та 19:00.

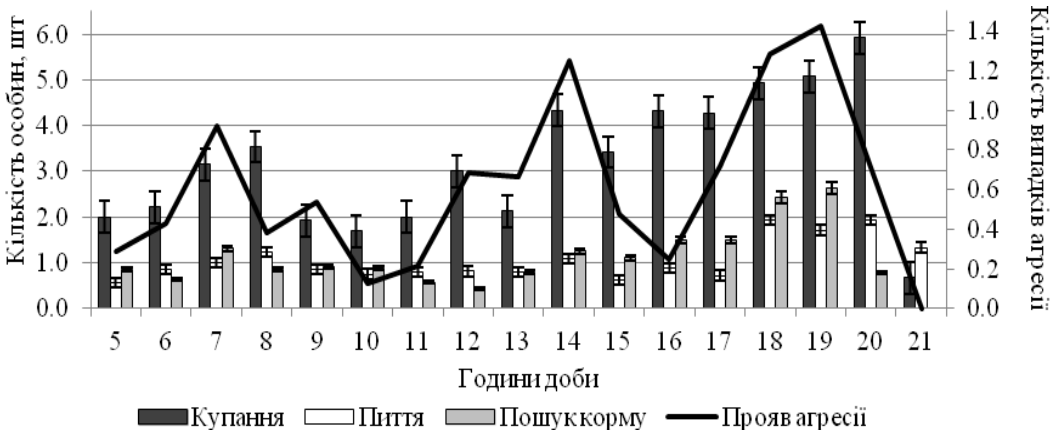

Рис. 1. Динаміка зайнятості вільшанки на місці водопою протягом доби у Канівському природному заповіднику: n = 20 для кожної години спостереження

Між проявом агресії вільшанкою та поведінковими актами на водопої встановлено достовірну сильну кореляцію з кормодобувною поведінкою ($r = 0,76$; $P < 0,01$), купанням ($r = 0,69$; $P < 0,01$), питтям ($r = 0,53$; $P < 0,05$). Такий розподіл зв'язку агресії з потребами на водопої у лісових екосистемах пояснюється їх біологічною значущістю: протягом доби основна мета прильоту на водопій – зволоження пір'яного покриву. Наявна сильна кореляція з динамікою активності прильоту ($r = 0,95$; $P < 0,01$). Другочергова мета – пошук кормових об'єктів ($r = 0,83$; $P < 0,01$), а вже потім – безпосередньо пиття ($r = 0,68$; $P < 0,01$).

Крім того, наявна сильна кореляція між показником агресії та кількістю особин свого виду ($r = 0,78$; $P < 0,01$). Причому відсутній такий зв'язок із чисельністю чи агресивністю всіх інших птахів, що перебувають у полі зору вільшанки. Це може свідчити про високий рівень внутрішньовидової агресії у гніздовий період і меншу, але виражену міжвидову агресію.

Отримані результати стосовно вільшанки – нові для території, оскільки під час попередніх досліджень іншими науковцями у КПЗ не зафіксовано цих поведінкових актів на водопої, або вони траплялися винятково рідко (Gorobets, 2011).

На території державного дендрологічного парку «Олександрія» серед поведінкових актів на водопої у гніздовий період основні – купання та пиття (рис. 2). Відмічено досить тривалий ранковий пік купання (з 6:00 до 9:00), денний (о 16:00) та вечірній (о 19:00). Відмічено невеликий ранковий максимум пиття води (о 6:00), виражений денний (о 15:00), та вечірній піки (о 18:00). Пошук кормових об'єктів на місці водопою відмічено о 5:00, максимальний денний – о 16:00 та вечірній – о 18:00.

У дендропарку «Олександрія» як території з антропогенним впливом для вільшанки не зафіксовано жодного достовірного показника кореляції агресії з поведінковими актами. Виявлено сильний зв'язок між появою виду на водопої та купанням ($r = 0,89$; $P < 0,01$), питтям ($r = 0,88$; $P < 0,01$), пошуком корму ($r = 0,78$; $P < 0,01$). Це вказує на безперечну значущість таких місць водопою в умовах міста для вільшанки.

Загалом відмічено часовий зсув зайнятості поведінковими актами на піддослідних територіях. Так, на

території дендропарку, на відміну від КПЗ, усі денні піки зайнятості зсунуті на одну–дві години пізніше, а ранкові та вечірні – на одну годину раніше. Такий розподіл добової активності вільшанки у приміській території вказує на пристосування виду до постійної присутності людини у дендропарку, що пов'язано із графіком роботи парку для відвідування (з 9:00 до 22:00).

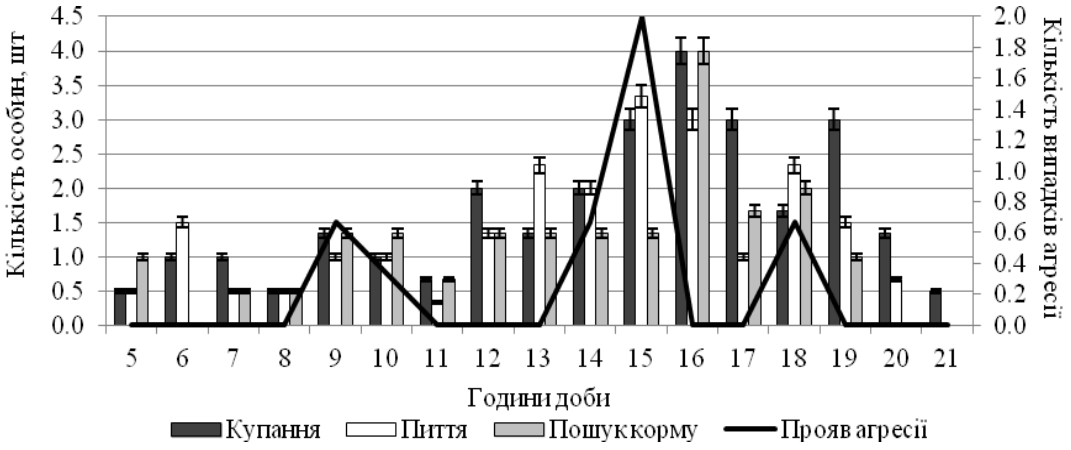

Рис. 2. Динаміка зайнятості вільшанки на місці водопою протягом доби у дендрологічному парку «Олександрія» НАН України: n = 9 для кожної години спостереження

Міжвидові взаємодії. На території КПЗ вільшанка реагує агресивно на 12 видів птахів із 26, з якими була у МВ контакті. До цих видів належать дрізд співочий (*Turdus philomelos*), дрізд чорний (*T. merula*), синиця велика (*Parus major*), синиця блакитна (*P. caeruleus*), гаїчка болотяна (*P. palustris*), зяблик (*Fringilla coelebs*), костогриз (*Coccothraustes coccothraustes*), берестянка звичайна (*Hippolais icterina*), вівчарик жовтобровий (*Phylloscopus sibilatrix*), кропив'янка чорноголова (*Sylvia atricapilla*), мухоловка білошия (*Ficedula albicollis*), мухоловка сіра (*Muscicapa striata*).

Вважається, що частота МВ конфліктів у змішаних угрупованнях співмірна або перевищує частоту ВВ агресивних взаємин (Ivanitskiy, 1982). Нашими дослідженнями така закономірність для вільшанки не підтвердилася. Співвідношення МВ конфліктів до ВВ характеризує важливість МВ відносин. Загальна кількість випадків агресивної поведінки становить 7% усіх контактів виду (тобто нейтральних і конфліктних). Детальний аналіз співвідношення усіх МВ та ВВ проявів агресії становить 80 / 53 (тобто 60% / 40%). Кількість агресивних контактів (80) у міжвидових взаємодіях поширюється на 12 вищезазначених видів і загалом становить лише 5% випадків агресії від усіх МВ контактів (81% усіх взаємодій виду). Випадки внутрішньовидової агресії (53) становлять 15% усіх ВВ контактів вільшанки. Тобто більше уваги вільшанка приділяє саме ВВ взаєминам і формуванню ВВ ієрархії. Таке співвідношення – прояв просторової ієрархічної структури угруповання на території; після її розподілу прояв агресії зменшиться (Ivanitskiy, 1982). Вільшанки також часто виступали ініціаторами агресивних контактів у досліджуваному лісовому угрупованні. Причому загальна кількість випадків агресії направлена на особин (незалежно від виду), що вже перебували на водопої до часу прибуття вільшанки, у 1,5 раза частіше, ніж до птахів, які прилітали після неї.

На території дендрологічного парку «Олександрія» прояв реакції агресії майже відсутній. Серед 17 видів, з якими контактував даний вид, лише на вівчарика-ковалика відмічено поодинокі випадки агресії. Хоча на приміській території вільшанка бере активну участь у МВ взаємодіях, що становлять 76% усіх контактів. Ці результати підтверджують і доповнюють відомі дані про меншу агресивність птахів у містах, хоча не виключають підвищення агресивних сигналів під час звукової вокалізації птахів міста (Foltz, 2015). Водночас внутрішньовидові агресивні контакти становили 48% усіх ВВ взаємодій виду. Це вказує на прояв територіальної поведінки та встановлення ВВ структури у гніздовий період (навіть на водопої, що вважається нейтральною територією). Такий рівень агресивної поведінки може залежати від виграшу птаха під час попереднього конфліктного зіткнення (Haynd, 1975).

Вплив присутності масових видів території на агресивність вільшанки. Ми спробували встановити залежність прояву агресії вільшанки на присутність та чисельність інших масових видів на території КПЗ та прояв ними агресії. На території КПЗ до таких видів належали зяблик, дрозди чорний та співочий, костогриз, кропив'янка чорноголова, синиця велика та блакитна, гаїчка болотяна. Але такого зв'язку не виявлено.

Випадки агресивної поведінки вільшанки достовірно корелюють із розмірними характеристиками інших птахів (розмірні дані взяті з визначника «Птахи фауни України» (Fesenko and Bokotey, 2002)). Встановлено сильну лінійну кореляцію показників агресії зі збільшенням розмірних показників інших видів птахів до розміру самої вільшанки (із масою ($r = 0,87$; $P < 0,01$) та довжиною тіла ($r = 0,90$; $P < 0,01$)) та обернену кореляцію агресії з подальшим збільшенням розміру супротивника ($r = –0,55$; $P < 0,05$ та $r = –0,63$; $P < 0,05$, відповідно).

Загалом такий зв'язок агресії з розмірними показниками влучно відображає співвідношення агресивних взаємодій, ініціатором яких була вільшанка, та агресії спрямованої на неї іншим видом (рис. 3). На одному рівні з вільшанкою перебувають синиця велика та мухоловка сіра. Дещо нижче них (тобто види, на які вільшанка частіше нападала, ніж вони на неї) були гаїчка болотяна, синиця блакитна та вівчарик жовтобровий. Жодного разу не відповідали агресією вільшанці вівчарик-ковалик, бе-

рестянка звичайна, мухоловка білошия. Домінанти у канівському лісовому угрупованні – дрозди чорний та співочий, костогриз, зяблик. Вони проявляли агресію до вільшанки набагато частіше, ніж вона до них. Виняток із такої розмірної схеми – кропив'янка чорноголова, яка за розмірами близька до вільшанки, але ініціювала дещо більше агресивних контактів, та мухоловка мала (*Ficedula parva*), менша за вільшанку, але ініціювала агресивні контакти, проте жодного разу не відмічено зворотної агресивної відповіді на неї.

Прийнято вважати, що значний вплив на прояв агресивних реакцій має щільність популяції кожного виду на досліджуваній території (щільність популяції птахів узято з праці Gorobets (2011)). Але для вільшанки не виявлено такого зв'язку (r = –0,10).

Для території КПЗ розрахували рейтинг успішності нападу та захисту вільшанки за результатами агресивних контактів (рис. 4). Показник успіху не має розмірності, він відображає відсоток успіху (+) або програшу (–) такої взаємодії.

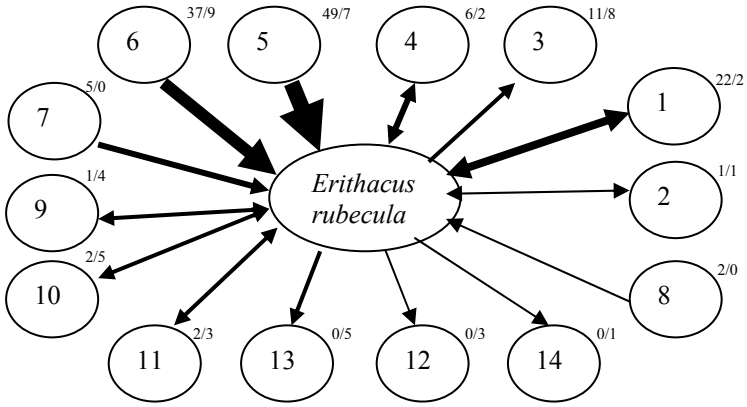

Рис. 3. Розподіл агресивних взаємодій *Erithacus rubecula* в угрупованні птахів грабової діброви КПЗ:
1 – *Parus major*, 2 – *Muscicapa striata*, 3 – *Sylvia atricapilla*, 4 – *Coccothraustes coccothraustes*, 5 – *Fringilla coelebs*, 6 – *Turdus philomelos*, 7 – *T. merula*, 8 – *Ficedula parva*, 9 – *Parus caeruleus*, 10 – *P. palustris*, 11 – *Phylloscopus sibilatrix*, 12 – *Ph. collybita*, 13 – *Hippolais icterina*, 14 – *Ficedula albicollis*; поблизу кожного виду вказано загальну кількість агресивних контактів: у чисельнику – ініційовані цим птахом, у знаменнику – спрямованих на нього

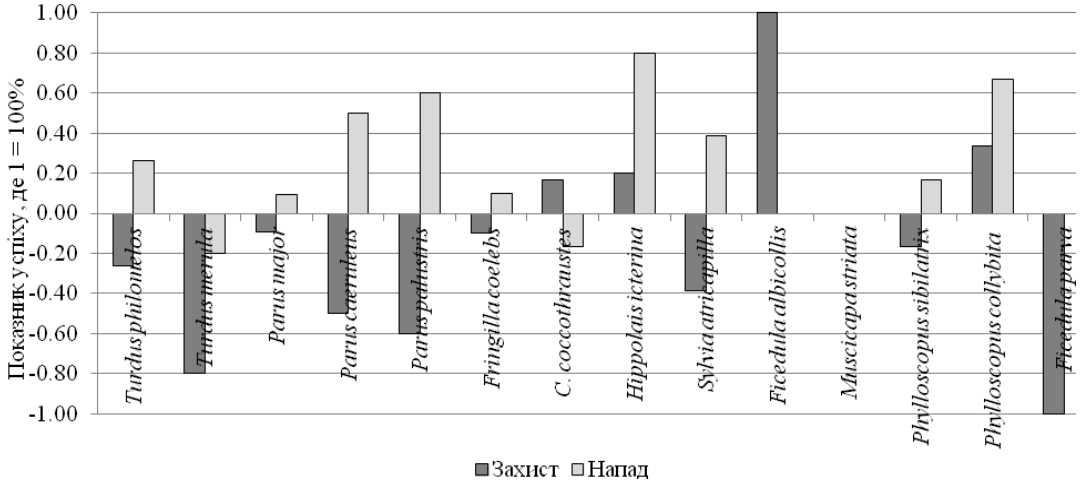

Рис. 4. Рейтинг успішності захисту та нападу для вільшанки у гніздовий період в умовах КПЗ із масовими видами території

Отже, вільшанка успішно захищає свою тимчасову територію на водопої від костогриза, берестянки звичайної, мухоловки білошийої та вівчарика-ковалика (показники захисту зі знаком «+»), перебуваючи на місці водопою до появи цих видів. Під час конфліктних зіткнень з іншими видами захист території не закінчується успіхом (показники зі знаком «–»), наприклад, абсолютний програш відмічено за умов зіткнення з мухоловкою малою (хоча такі зустрічі поодинокі) та майже завжди – із дроздом чорним (винятком були молоді особини дрозда). Успішність нападу (тобто перемога в агресивному зіткненні з особинами, які перебували на місці водопою до появи вільшанки) завжди спостерігалася в конфлікті з берестянкою звичайною та вівчариком-коваликом. Показники успіху захисту та нападу під час взаємодії з іншими видами рівнозначні (у тому числі й випадки з нульовим показником).

Таким чином, припускаємо, що особини, які завжди програють в агресивному зіткненні з вільшанкою (незалежно, чи ініціюють вони конфлікт, чи є об'єктами нападу, чи більші або менші за розміром), завжди мають нижчий ранг від вільшанки у лісовому угрупованні

птахів. Навпаки, види, які завжди перемагають у конфлікті, котрим вільшанка програє і захист, і напад, – більш високорангові види, які посідають вищий ієрархічний рівень в угрупованні. А рівнозначні показники нападу та захисту території для інших видів свідчать про однаковий ранг виду з вільшанкою, а також вказують на можливість «лабільного рангу» (такого, що буде залежати лише від випадкового результату зіткнення, у певному місці та на незначний період часу).

Критична відстань. Також ми фіксували критичну відстань між чисельними видами на водопої у КПЗ, на якій вільшанка виявляє агресію до свого та інших видів. Критична дистанція у ВВ агресії вільшанки становить 42,2 ± 8,3 см. У МВ контактах ця відстань варіювала: для кропив'янки чорноголової 89,7 ± 7,8 см, синиці великої – 27,7 ± 7,9 см (траплялися поодинокі цілеспрямовані випадки агресії з відстані у 1,5 м та у випадку порушення індивідуальної дистанції у 5 см), зяблика – 32,5 ± 8,7 см, гаїчки болотяної – 37,9 ± 9,3 см. Зворотна критична відстань для нападу на вільшанку у зяблика становить – 36,0 ± 14,9 см (максимальний діапазон толерантності коливався від 5 см до 1 м), у кропив'янки чорноголової – 34,2 ± 9,7 см, синиці великої – 40,0 ± 13,5 см, дрозда співочого – 180,0 ± 22,2 см. Отримані дані вказують не лише на параметри критичної дистанції, а й на безпосередню конкурентну значущість кожного з видів один відносно одного. Чим більша критична відстань між видами – тим вищий рівень даного виду як потенційного конкурента за наявний ресурс.

Це дослідження розкриває певні можливі сценарії агресивної поведінки на місцях водопою на природних територіях. Відмінності участі вільшанки у соціальних взаємодіях набувають більшого значення для пояснення адаптивних індивідуальних відмінностей поведінки тварин і, ймовірно, являють собою частину еволюційного процесу (Dingemanse and de Goede, 2004; Colléter and Brown, 2011). Подібні дослідження проведено на різних територіях та у різні роки на прикладі європейських бабаків (Hewitt et al., 2009). Останні дані стосовно агресії серед сірих гусей (Weiss et al., 2011) виявили, що домінантна поведінка може залежати не тільки від внутрішніх чинників, а й від пори року та соціального середовища. Оптимальний вибір для досягнення або підтримання високого рангу домінування може значно відрізнятися між стадіями життєвого циклу. Це підкреслює значення довгострокових досліджень і багатофакторних підходів для розуміння складності домінування відносин для тварин.

Існує безпосередньо індивідуальна поведінкова реакція особин певної групи на зовнішні ознаки та тип поведінки представників усього виду. Для етологічних досліджень такі ознаки слугують ключем до розуміння поведінкової екології та кількісної генетики. Взаємодія між окремими особами (у соціальних умовах) – один з основних факторів зміни поведінкових реакцій на різних рівнях ієрархії (Dingemanse and Araya-Ajoy, 2015). Соціальні взаємодії викликають перебудову складних типів поведінки та мають властивість виникати на рівні групи. Такий механізм зміни поведінкової стратегії має невідомі еволюційні наслідки, що виправдовують його вивчення.

Висновки

Для вільшанки зафіксовано часовий зсув у зайнятості поведінковими актами протягом доби на водопої у гніздовий період в умовах міста, на відміну від природної території. Агресивні взаємодії достовірно корелюють із поведінковими актами, що дає можливість вивчати конкурентні взаємовідносини видів на місцях водопою. Як у природних, так і в антропогенно навантажених територіях відсоток внутрішньовидової агресії більший, ніж міжвидової агресії. У той же час, загальна кількість міжвидових зустрічей більша за внутрішньовидові, що вказує на важливість формування міжвидової структури угруповання. Виявлено обернену кореляцію випадків агресії на розмірні показники виду, на який спрямовано агресію вільшанки, зафіксовано критичну відстань прояву агресії. Найчастіше агресія направлена на особин, що вже перебувають на водопої, ніж, до птахів, що прилітають після вільшанки. Найбільшу кількість вдалих випадків захисту території спостерігали у взаємодіях із мухоловкою білошиєю, а найуспішніший напад відмічено за умов контактів із вівчариком-коваликом, берестянкою, гаїчкою болотяною та синицею блакитною.

Бібліографічні посилання

Amanova, M.A., 1982. Jekologo-morfologicheskie i fiziologicheskie adaptacii vodnogo obmena ptic Karakumov [Ecological, morphological and physiological adaptations in the water metabolism of birds of Karakum]. Ylym, Ashgabat (in Turkmenistan).

Arnott, G., Elwood, R.W., 2009. Assessment of fighting ability in animal contests. Anim. Behav. 77, 991–1004.

Brumm, H., Ritschard, M., 2010. Song amplitude affects territorial aggression of male receivers in chaffinches. Behav. Ecol. 22(2), 310–316.

Colléter, M., Brown, C., 2011. Personality traits predict hierarchy rank in male rainbowfish social groups. Anim. Behav. 81(6), 1231–1237.

Dingemanse, N.J., Araya-Ajoy, Y.G., 2015. Interacting personalities: Behavioural ecology meets quantitative genetics. Trends Ecol. Evol. 30(2), 88–97.

Dingemanse, N.J., de Goede, P., 2004. The relation between dominance and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits. Behav. Ecol. 15(6), 1023–1030.

Fesenko, G.V., Bokotey, A.A., 2002. Ptahy fauny Ukrai'ny [Ukrainian Birds Fauna]. Kiyiv (in Ukrainian).

Foltz, S.L., Ross, A.E., Laing, B.T., 2015. Get off my lawn: Increased aggression in urban song sparrows is related to resource availability. Behav. Ecol. 25, 871–884.

Forsman, J.T., Thomson, R.L., Seppänen, J.T., 2007. Mechanisms and fitness effects of interspecific information use between migrant and resident birds. Behav. Ecol. 18(5), 888–894.

Gorobets, L.V., 2011. Znachennja misc' vodpoju dlja gnizdovyh ptahiv lisovyh ekosystem [The significance of watering places for breeding bird populations of forest ecosystems]. Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv (in Ukrainian).

Grabowska-Zhang, A.M., Wilkin, T.A., Sheldon, B.C., 2011. Effects of neighbor familiarity on reproductive success in the great tit (*Parus major*). Behav. Ecol. 23(2), 322–333.

Grava, A., Grava, T., Didier, R., Lait, L.A., Dosso, J., Koran, E., Butg, T.M., Otter, K.A., 2011. Interspecific dominance relationships and hybridization between black-capped and mountain chickadees. Behav. Ecol. 23(3), 566–572.

Grether, G.F., Anderson, C.N., Drury, J.P., Kirschel, A.N.G., Losin, N., Okamoto, K., Peiman, K.S., 2013. The evolutionary consequences of interspecific aggression. Ann. N. Y. Acad. Sci. 1289, 48–68.

Hammerstein, P., Parker, G.A., 1982. The asymmetric war of attrition. J. Theor. Biol. 96, 647–682.

Hasegawa, M., Ligon, R.A., Giraudeau, M., Watanabe M., McGraw, K.J., 2014. Urban and colorful male house finches are less aggressive. Behav. Ecol. 25(3), 641–649.

Haynd, R., 1975. Povedenie zhivotnyih [Animals behavior]. Mir, Moskov (in Russian).

Hewitt, S.E., Macdonald, D.W., Dugdale, H.L., 2009. Context-dependent linear dominance hierarchies in social groups of European badgers, *Meles meles*. Anim. Behav. 77(1), 161–169.

Ivanitskiy, V.V., 1982. Etologicheskie aspektyi vzaimootnosheniy mezhdu blizkimi vidami zhivotnyih [Ethological aspects of relationship between close animal species]. Zool. Zh. 61(10), 1461–1471 (in Russian).

Ivannitskiy, V.V., 1980. Mezhvidovyie otnosheniya simpatricheskih vidov kamenok (Oenanthe, Turdidae, Passeriformes). Povedencheskie aspektyi sosuschestvovaniya blizkih vidov [Interspesific relationship sympatric species heaters (Oenanthe, Turdidae, Passeriformes). The behavioral aspects of coexistence of similar species]. Zool. Zh. 59(5), 739–749 (in Russian).

Kotenko, S., 2011. Vil'shanka [Robin]. Retrieved from http://pernatidruzi.org.ua/art.php?id=405

Lehtonen, T.K., McCrary, J.K, Meyer, A., 2010. Territorial aggression can be sensitive to the status of heterospecific intruders. Behav. Process. 84, 598–601.

Mikami, O.K., Kawata, M., 2004. Does interspecific territoriality reflect the intensity of ecological interactions? A theoretical model for interspecific territoriality. Evol. Ecol. Res. 6, 765–775.

Panov, E.N., 1983. Metodologicheskie problemyi v izuchenii kommunikatsii i sotsialnogo povedeniya zhivotnyih [Methodological problems in studying of communication and social behavior of animals]. Problemyi Etologii Nazemnyih Pozvonochnyih 12, 5–70 (in Russian).

Panov, E.N., Ivanitskiy, V.V., 1975. Mezhvidovyie territorialnyie otnosheniya v smeshannoy populyatsii chernobokoy kamenki *Oenanthe finchi* i kamenki-pleshanki *O. pleschanka* na poluostrove Mangyishlak [The interspecific territorial relations in the mixed population of Finsch's Wheatear *Oenanthe finchi* and pied wheatea *O. pleschanka* on the peninsula of Mangyshlak]. Zool. Zh. 54(9), 1357–1370 (in Russian).

Panov, E.N., Ivanitskiy, V.V., 1979. Prostranstvennyie vzaimootnosheniya chetyireh vidov sorokoputov v Yuzhnoy Turkmenii [Spatial relationship of four types of shrikes in the Southern Turkmenistan]. Zool. Zh. 58(10), 1518–1535 (in Russian).

Peiman, K.S, Robinson, B.W., 2010. Ecology and evolution of resource-related heterospecific aggression. Q. Rev. Biol. 85, 133–158.

Popov, S.V., Ilchenko, O.G., 2008. Metodicheskie rekomendatsii po etologicheskim nablyudeniyam za mlekopitayuschimi v nevole [Methodical recommendations about ethological supervision over mammals in slavery]. Moskovskiy zoopark. Moskov (in Russian).

Reichert, M.S., Gerhardt, H.C., Behavioral strategies and signaling in interspecific aggressive interactions in gray tree frogs. Behav. Ecol. 25(3), 520–530.

Ryabitsev, V.K., 1977. Rezultatyi issledovaniya mezhvidovyih territorialnyih otnosheniy ptits na Yuzhnom Yamale [Results of research of the interspecific territorial relations of birds on the Southern Yamal]. Zool. Zh. 56(2), 232–242 (in Russian).

Shefer, M., 2004. Jazyk loshadej: Obraz zhizni, povedenie, formy obshhenija [Language of horses: Lifestyle, behavior, forms of communication]. Akvarium-Print, Moscow (in Russian).

Sushma, H.S., Singh, M., 2006. Resource partitioning and interspecificinteractions among sympatric rain forest arboreal mammals of the Western Ghats, India. Behav. Ecol. 17(3), 479–490.

Tanner, C.J, Adler, F.R., 2009. To fight or not to fight: Context-dependent interspecific aggression in competing ants. Anim. Behav. 77, 297–305.

Tynkkynen, K., Rantala, M.J., Suhonen, J., 2004. Interspecific aggression and character displacement in the damselfly *Calopteryx splendens*. J. Evol. Biol. 17, 759–767.

Umapathy, G., Kumar, A., 2000. The occurrence of arboreal mammals in the wet evergreen forests of the Anamalai hills in the Western Ghats, South India. Biol. Conserv. 92, 311–319.

Weiss, B.M., Kotrschal, K., Foerstera, K., 2011. A longitudinal study of dominance and aggression in greylag geese (*Anser anser*). Behav. Ecol. 22(3), 616–624.

Надійшла до редколегії 17.06.2016